

Megadendromus nikolausi, Gen. nov., sp. nov. (Dendromurinae; Rodentia), ein neuer Nager aus Äthiopien¹

VON F. DIETERLEN UND H. RUPP

Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart

Eingang des Ms. 2. 1. 1978

Abstract

Megadendromus nikolausi, Gen. nov., sp. nov. (Dendromurinae; Rodentia)
a new rodent from Ethiopia

Described *Megadendromus nikolausi*, a further endemic rodent from the highlands of eastern Ethiopia on the skin and skull of the type specimen and datums of other material. By its giant form it can be easily distinguished from the related genus *Dendromus*. In skull and tooth characters however, mainly those of the molar structure, the differences are much more important. In contrary to the definition of the Dendromurinae there are existing two lingual cusps on M¹, probably homologous to t1 and t4 of the murid pattern. Behind t8 there is a further new element, not yet known in African Muroidea. It might be the precursory structure of the t6 of the Murinae. M² possesses similar and corresponding features. Within the Dendromurinae the molars of the other genera compared with *Megadendromus*, can be considered as derived and specialised. Between the cricetine and the murine molar pattern *Megadendromus* is holding a new and important position. Dendromurinae and Murinae seem to be much nearer related as could be presumed earlier.

Einleitung

Die Dendromurinae sind eine rein afrikanische Gruppe mäuseartiger Nager, die früher als Muriden angesehen wurden. In Größe, Körperbau, Verbreitung, Lebensraum und manchen biologischen Merkmalen sind sie, verglichen mit den Muriden, als spezialisiert zu bezeichnen. Vergleicht man die sieben Gattungen untereinander, gewinnt man den Eindruck einer sehr heterogenen Gruppe. Es sind zweifellos Reste einer einstigen mannigfaltigen Fauna mäuseartiger Nager, die vor der Zuwanderung der Murinae größere Gebiete und Lebensräume Afrikas besetzt hielt, als dies heute der Fall ist.

Von den sieben Gattungen — *Dendromus* Smith, 1829; *Prionomys* Dollman, 1910; *Dendroprionomys* Petter, 1966; *Malacothrix* Wagner, 1843; *Steatomys* Peters, 1846; *Leimacomys* Matschie, 1893; *Deomys* Thomas, 1888 — sind alle monotypisch bis auf *Steatomys* (3 Arten) und *Dendromus* (6–7 Arten), und nur diese Gattungen haben auch sehr große Verbreitungsgebiete. Von *Dendromus*, mit dem *Megadendromus* noch am nächsten verwandt ist, sind drei Arten — *mystacalis* Heuglin, 1863; *melanotis* A. Smith, 1834 und *mesomelas* Brants, 1827 — in Afrika weit verbreitet und kommen alle auch in Äthiopien vor. Das äthiopische Hochland beherbergt ferner den endemischen *D. lovati* De Winton, 1909. *D. messorius* Thomas, 1903 scheint eine selbständige, auf den Regenwald beschränkte Form zu sein. *D. kabuziensis* Dieterlen, 1969 ist eine punktförmig verbreitete endemische Montanform Zentralafrikas. *D. nyikae* Wroughton, 1909 ist wohl auch eine eigene, im südlichen Afrika verbreitete Art, doch

¹ *Megadendromus* wurde am 21. 9. 1977 in einem Vortrag DIETERLENS beim „Colloquium on ecology and taxonomy of African small mammals“ am Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, USA, erstmals vorgestellt.

bereitet ihre Abgrenzung Schwierigkeiten. Die Stellung und Rolle der Dendromurinae in der Evolution der Muroidea und ihre Beziehung zu Cricetiden und Muriden, war schon Gegenstand vieler Arbeiten, z. B. von MILLER und GIDLEY, ELLERMAN, LAVOCAT und PETTER. Während sie früher zu den Muriden gestellt wurden, hat LAVOCAT (1959) die Dendromurinae aufgrund einer vermutlichen direkten Ableitung aus den fossilen Cricetodontidae (*Myocricetodon* nahestehende Formen) bei den rezenten Cricetiden eingereiht. Wenn er sie heute (LAVOCAT 1973) wieder in die Nähe der Muridae/Murinae rückt, so will er neben der verwandtschaftlichen Nähe im Rahmen der Muroidea, die Gleichberechtigung von Dendromurinae und Muridae/Murinae betonen und die Unterordnung bzw. Ableitung der einen aus der anderen Gruppe vermeiden. Denn in seiner „Systèmeématique évolutive des Muroidea“, die er nach der Auswertung der großen Funde der miozänen Nager Ostafrikas aufgestellt hat, leitet er alle rezenten Gruppen aus den Cricetodontidae her und ordnet sie anders als früher zueinander. Daß er dabei die rein afrikanischen Dendromurinae, von den übrigen, auch afrikanischen cricetidenartigen Gruppen entfernt und in die Nähe der aus Asien stammenden Muridae stellt, ist natürlich sehr hypothetisch und wurde in einer Kritik von PETTER (1974) entsprechend vermerkt. In jedem Fall wird es bei der allein richtigen evolutiven Betrachtungsweise — die sich von neuen Funden und neuen Gesichtspunkten leiten läßt — in der Systematik auch in Zukunft immer wieder Umstellungen geben müssen, bis das tatsächliche zeitliche und räumliche Verwandtschaftschema gefunden sein wird.

Unter dem gleichen Aspekt haben soeben CHALINE et al. (1977) eine neue Klassifikation der Muroidea vorgeschlagen. Das Problem der Stellung der Dendromurinae umgehen sie dadurch, daß sie deren besondere Eigenstellung betonen und ihnen den Rang einer Familie geben, die als Dendromuridae die Unterfamilie der Dendromurinae und Petromyscinae umschließt. In einer früheren Arbeit hat PETTER (1966) schematische Möglichkeiten aufgezeigt, wie die Herauentwicklung des murinen aus dem cricetinen Molarenmuster sich abgespielt haben könnte. Dabei nehmen die Gruppen der Petromyscinae — Dendromurinae — Cricetomyinae in dieser Reihenfolge die Zwischenstationen von Cricetiden zu Muriden ein. Da bislang keine besonders generalisierten Dendromurinae bekannt waren, konnten *Dendromus* und *Malacothrix* dafür noch am ehesten als repräsentativ gelten. Die Entdeckung von *Megadendromus* hat, wie wir sehen werden, neue und bessere Möglichkeiten geschaffen.

Fundgeschichte und Material

Im Juni 1976 sammelten GERHARDT NIKOLAUS, ein deutscher Ornithologe, und seine Begleiterin MARLIES RAGUSCHAT, Kleinsäuger im Hochland von Bale/Äthiopien. Am 26. 6. hatten sie Schlagfallen in einem Biotop nahe der Baumgrenze oberhalb 3000 m NN stehen. Unter der Ausbeute von sieben Nagern, befand sich eine Maus, die NIKOLAUS nicht kannte und ihn zunächst an einen *Arvicantbis* erinnerte. Er nahm die Maße, präparierte den Balg und beließ den Schädel im Fleisch. Wenige Tage später zeigte er seinen Fang M. I. LARGEN, dem die Maus auch unbekannt war. Anfang September erhielt DIETERLEN von NIKOLAUS eine Sendung, die neben anderem auch dieses Exemplar mit der Sammel-Nr. 396 enthielt. Da er die Gattung *Dendromus* gut kennt (DIETERLEN 1969, 1971, 1976) und das neue Stück sofort als *Dendromus* oder ihm nahestehend ansprach, war er verblüfft über die riesenhafte Größe (KRL 129 mm, Gewicht 55 g) und mehr noch, nachdem er den frisch präparierten Schädel angesehen hatte. RUPP konnte Mitte September das Stück noch besichtigen, ehe er zu einer neuerlichen Äthiopienfahrt aufbrach. Bei diesem Aufenthalt führte RUPP zusammen mit NIKOLAUS und RAGUSCHAT eine Exkursion zum Mt. Chilalo-Massiv (4139 m) durch. Oberhalb 3800 m fingen sie vom 11. bis 13. 12. 1976 120 Kleinsäuger, unter denen sich auch drei Exemplare der neuen Form befanden. Von zwei Stücken wurden die äußeren Maße genommen und die Bälge präpariert, von drei Stücken die Schädel aufgehoben. Ferner machten sie in dieser Zone einen riesigen Gewölfefund, den sie ebenfalls geschlossen mitnahmen. Aus den probeweise heraus-

gelesenen Fragmenten identifizierte RUPP mehrere Stücke der neuen Form, die am Ort also keineswegs selten zu sein schien.

Vom ganzen Fang brachte RUPP Ende Dezember 1976 nur die Körpermaße mit und die aus den Gewöllen herausgelassenen Proben. Bedauerlicherweise ging alles andere Material verloren. Da dies erst nach mehreren Monaten Gewißheit wurde, konnten wir jetzt erst daran gehen, die neue Form zu beschreiben. Wir tun dies anhand folgender Daten und Materials: Körpermaße und Gewichte von drei Stücken, Balg und Schädel des Typus vom Bale-Gebiet, 4 Ober- und 10 Unterkieferfragmente aus den Gewöllen.

Beschreibung von *Megadendromus*

Megadendromus nikolausi

Typus: ♀, Balg und Schädel (komplett), Sammel-Nr. 396, Fundort südlich Goba, Bale Mts./Äthiopien. Aufbewahrungsort Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Katalog-Nr. SMNS 23 982.

Körpermaße und -merkmale

Ein Vergleich der KRL in Tabelle 1 zeigt *Megadendromus* als rund 40 mm länger als *mesomelas*, der größten Art von *Dendromus*, die im Kivugebiet mit 81 mm eine sehr große, in den Aberdare Mts./Kenya mit 85 mm ihre größte Form besitzt. Ungewöhnlich ist auch die Schwanzlänge; ihre Relation zur Kopfrumpflänge ist mit rund 80% sehr gering. Mit Ausnahme von *D. lovati* haben alle *Dendromus*arten weit über

Tabelle 1

Körpermaße der drei bisher gefangenen Exemplare von *Megadendromus* im Vergleich mit den *Dendromus*-Arten

	Sa.-Nr.	Sex	KRL in mm	SL in mm	KRL-SL Relation	HFL in mm	OL in mm	Gewicht in g
<i>Megadendromus</i>								
Typus, Bale Mts.	N 396	♀	129	98	76 0/0	27(25)	23	51
Mt. Chilalo (Bada)	R 507	♂	123	106	86 0/0	26(24)	26	66
Mt. Chilalo (Bada)	R 573	♂	117	92	79 0/0	27(25)	23	49
<i>Dendromus</i>								
<i>mesomelas</i>								
Kivu, n = 28			80,9	96,3	119 0/0	22,8	15,7	14,6
<i>melanotis</i>								
Kivu, n = 75			69,5	88,9	128 0/0	18,5	13,2	9,5
<i>mystacalis</i>								
Kivu, n = 18			63,6	77,5	122 0/0	16,5	12,8	8,1
<i>lovati</i>								
Äthiopien			73	68	93 0/0	18	15	8
<i>kabuziensis</i>								
Kivu, n = 2			80,5	126	155 0/0	21,5	14,5	11

Bei den *Dendromus*-Maßen handelt es sich um Mittelwerte. Bei beiden Gattungen ist die Hinterfußlänge mit Krallen, bei den Werten in Klammern ohne Krallen angegeben. Die Maße von *lovati* aus BOHMANN (1942), die übrigen aus DIETERLEN (1969, 1971, 1976).

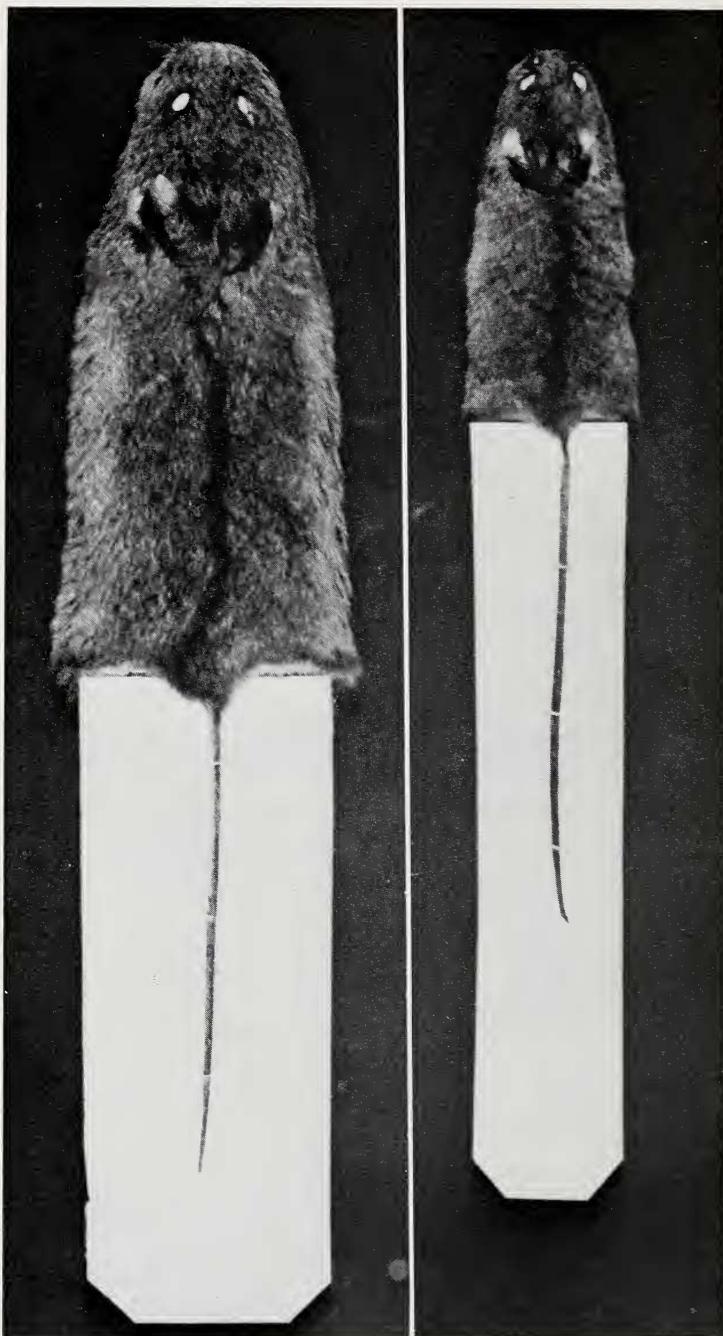


Abb. 1. *Megadendromus* (Typusexemplar) links im Vergleich mit einem *Dendromus melanotis* aus dem Bale-Gebiet

100% liegende SL-Relationen. Gemessen an der Kopfrumpflänge ist die Hinterfußlänge bei *Megadendromus* relativ kurz zu nennen, die Ohren dagegen müssen am lebenden Tier geradezu riesig wirken. Den Größenunterschied zwischen beiden Gattungen zeigt am eindringlichsten ein Vergleich der Gewichte. Das Durchschnittsgewicht der drei *Megadendromus* liegt mit 55 g fast viermal höher als das von *D. mesomelas*. Wie ähnlich die *Dendromus*arten untereinander sind, merkt man jetzt besonders beim Vergleich mit der neuen Gattung.

Die Hand von *Megadendromus* besitzt gut ausgebildete Handpolster. D 1 fehlt, D 2 bis D 4 sind lang, ihre Krallen als sehr lang zu bezeichnen D 5 ist als 1–2 mm langes krallenloses Rudiment vorhanden. Am Fuß ist der Hallux ein etwa 2 mm messender kurzer Stumpfen. D2 und D4 sind ca. 8 mm lang, fast die Hälfte davon entfällt auf die Krallenlänge. D5 ist relativ lang und vermutlich opponierbar. Abgesehen von der Krallenlänge zeigen Hände und Füße gegenüber *Dendromus* nichts Besonderes.

Färbung und andere Merkmale des Haarkleides

Megadendromus spricht man auf den ersten Blick als einen *Dendromus* an, wobei am meisten Ähnlichkeit zu *mesomelas* besteht. Dementsprechend ist die Rückenoberseite kräftig braun gefärbt und einheitlich von den Ohren bis zur Schwanzwurzel. Der kräftige, jedoch nur 3 mm breite schwarze Aalstrich beginnt etwa 2 cm hinter den Ohren und verdünnt sich kurz vor der Schwanzwurzel. Die Oberseite des Kopfes ist in der Medianen ebenso kräftig braun wie der Rücken, nach den Seiten zu jedoch heller. Die Ohren sind an der Vorderseite lateral dunkel behaart, nach der Mitte zu bräunlich und nach der Kopfmitte hin fast nackt. An der Ohrenrückseite ist es umgekehrt, hier ist die Lateralseite fast nackt, während die braunen Haare der Kopfmitte nach beiden Seiten bis zur Mitte der Ohren übergreifen. Rund um die Augen sind dunkle Haare so spärlich vertreten, daß man nicht, wie bei *Dendromus*, von einer „Brille“ sprechen kann.

Das Braun der Körperoberseite beruht auf der entsprechenden Färbung des apikalen Viertels der Wollhaare. Ihre unteren $\frac{3}{4}$ sind dagegen grauschwarz, was auch für *Dendromus* typisch ist. Das Wollhaarfell wird von den verstreut wachsenden, schwarzen Grannenhaaren durchstoßen. Sie sind am Hinterrücken etwa 18 mm lang, während die Wollhaare ca. 15 mm messen. Wie an dieser Stelle, so ist auch das ganze Haarkleid von *Megadendromus* ziemlich lang.

Nach den Seiten zu wird die ganze Körperoberseite heller und geht in die dünne Hellbraunfärbung der Bauchseite über, unter der das unterseitige Grau der Wollhaare durchschimmert. Die Bauchseite ist samtähnlich, wie bei vielen *D. mesomelas*-Formen gefärbt. Nach vorn, auf Höhe der Brust und am Kopf ist die Färbung nur in der Medianen erhalten, während Kopfseiten und Schulterregion kräftig rotbraun sind.

Die Hände sind *dendromus*artig silbergrau behaart, ebenso die Füße, die über dem Fersengelenk die auch für *Dendromus* charakteristische Zone schwarzer Haare haben. Der Schwanz ist viel länger und dichter behaart (obwohl makroskopisch gerade wahrnehmbar) als bei *Dendromus*. Die Borsten sind etwa 2 mm lang — gegen ca. 1 mm bei *Dendromus* —; die Ringstruktur ist nicht mehr zu sehen (vgl. DIETERLEN 1971). Die Schwanzhaut ist durchgehend hell, d. h. kaum pigmentiert. Die Borsten sind an der Schwanzoberseite nur in einem schmalen Längsstreifen dunkel, sonst weißgrau gefärbt.

Eine Beschreibung der Färbung der beiden Fänge vom Mt. Chilalo konnte RUPP damals aus Zeitmangel nicht anfertigen. Er glaubt sich zu erinnern, daß diese Stücke in der Rückenfärbung etwas rötlicher waren.

Tabelle 2

Schädelmaße (in mm) des Typus von *Megadendromus*
im Vergleich mit den Mittelwerten einiger *Dendromus*-Arten

	größte Schädellänge	Hirnkapsel- breite	Jochbogen- breite	Interorbital- breite	Nasallänge
<i>Megadendromus</i>					
Typus	30,3	14,1	15,1	3,2	12,8
<i>Dendromus</i>					
<i>mesomelas</i>					
Kivu, n = 16	24,1	10,8	11,9	3,2	9,0
<i>melanotis</i>					
Kivu, n = 29	22,1	10,2	11,0	3,25	8,0
<i>mystacalis</i>					
Kivu, n = 13	20,0	9,25	10,2	2,8	7,1
<i>lovati</i>					
Äthiopien	22,3				
<i>kabuziensis</i>					
Kivu, n = 2	23,5	10,2	10,9	3,25	9,45

Schädel

Leider stehen nur die Maße der Typusexemplars zur Verfügung (Tab. 2), da ja die Schädel der anderen Exemplare verloren gingen. Das wichtigste Schädelmaß ist, die Abb. 2 und 3 zeigen es deutlich, die sehr geringe Interorbitalbreite, die der von *D. mesomelas* entspricht, dessen Schädel jedoch um $\frac{1}{4}$ kürzer ist. *Megadendromus* ist also ausgesprochen stenocephal.

Das bedeutendste Schädelmerkmal scheint uns jedoch die Stelle zu sein, wo Os frontale und Os parietale zusammentreffen. Während dies bei *Dendromus* und vielen anderen Gattungen, entlang einer glatten Naht, in einer harmonisch nach vorne konkav verlaufenden Kurve geschieht, berühren sich die beiden Knochen bei *Megadendromus* abrupt in einer geraden, senkrecht zur Schädellängsachse verlaufenden Linie (die in sich mäanderartig geschlungen ist), (Abb. 3). Einen derartigen Nahtverlauf haben wir an Hunderten von *Dendromus*-Schädeln niemals beobachtet. Daß diese Verhältnisse in Zusammenhang mit der Stenocephalie stehen, ist durchaus möglich.

Die Gaumenspalten enden in Höhe des ersten Drittels mit M¹, zeigen also eine normale Erstreckung. Der Masseterhöcker an der Jochbogenplatte ist — wie bei den meisten *Dendromus*-Arten — deutlich ausgebildet. Die Stellung der Jochbogenplatte ist als normal zu bezeichnen. Das infraorbitale Foramen ist — vielleicht infolge der Stenocephalie — relativ hoch und schmal. Die Auskehlung am sog. Supraorbitalbogen (BOHMANN 1942) ist ziemlich stark, jedoch ist der verbliebene Steg nicht besonders dünn, sondern scheint einfach etwas nach rückwärts verlagert. Die Ohrbullae sind relativ groß.

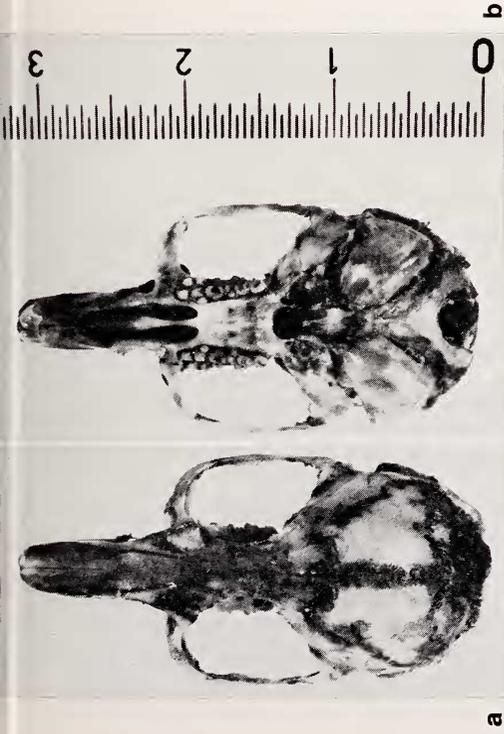
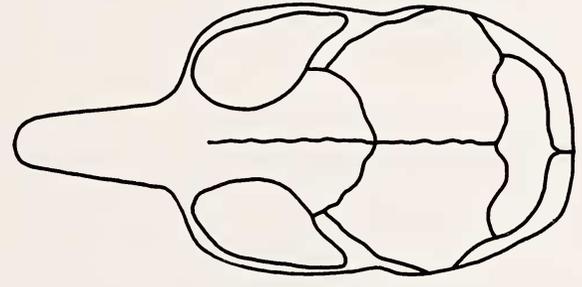
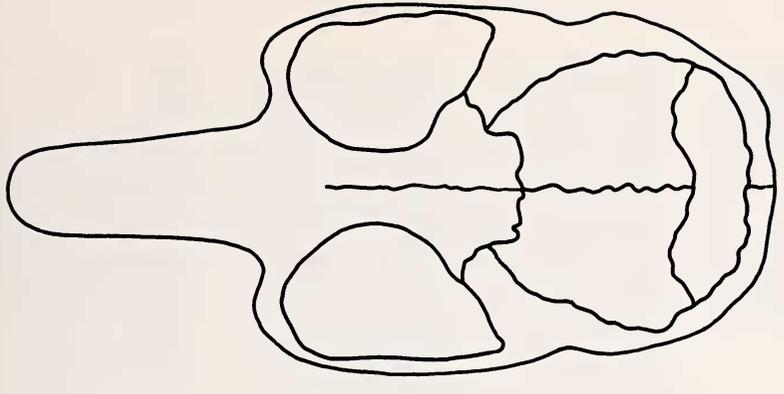


Abb. 2. *Megadendromus* (Typusexemplar) Schädel von oben (a), unten (b) und von seitlich (c). Der Maßstab zeigt cm-, mm-, und $\frac{1}{2}$ -mm-Einteilung



Dendromus



Megadendromus

Abb. 3. Schädel von *Megadendromus* und *Dendromus* im maßstabgerechten Vergleich. Man beachte den unterschiedlichen Verlauf der Nahte im Bereich von Frontale und Parietale. Die starke Mäandrierung der Nahte bei *Megadendromus* ist nur angedeutet

Gebiß

Incisiven

Die Stellung der oberen Schneidezähne ist orthodont. *Dendromus*arten haben eine ortho- bis opisthodonte Position. Die Nähe zur Gattung *Dendromus* zeigt sich auch in der Furchung der oberen Incisiven. Während die Lage der Furche — von der Medianen etwas nach außen — gleich ist, ist deren Tiefe unterschiedlich, d. h. der tiefen, den Schneidezahn fast faltenartig gestaltenden Furche von *Dendromus*, steht bei *Megadendromus* eine relativ seichte Furche gegenüber. Die oberen Incisiven sind orangegelb, die unteren mittel- bis hellgelb gefärbt.

Molaren

Glücklicherweise konnte RUPP vom Chilalo wenigstens einen kleinen Teil von Gewöllefragmenten von *Megadendromus* mitbringen. Dies ermöglicht uns — über die des Typs hinaus — eine bessere Vorstellung wenigstens von den Dimensionen der Molaren. Wie schon bei den Körpermaßen, so zeigen auch die Molarengrößen (Tabelle 3), daß

Tabelle 3

Molarenmaße von *Megadendromus* im Vergleich zu einigen *Dendromus*-Arten

	OMR	M ¹ Länge	M ¹ Breite	M ² Länge	M ³ Länge	UMR
<i>Megadendromus</i>						
Typus	6,0	3,3 (100 %)	1,8	1,8 (55 %)	0,9 (27 %)	5,2
Fragmente aus Gewöllen	5,7 n = 1	3,2 (3,1—3,6) n = 5	1,8 (1,7—1,9) n = 5	1,8 (1,7—1,9) n = 5	0,9 n = 1	5,3/5,5 n = 2
<i>Dendromus</i>						
<i>mesomelas</i> , n = 16/5	4,0	2,3 (100 %)	1,2	1,2 (53 %)	0,38 (16 %)	3,5
<i>melanotis</i> , n = 29/5	3,45	2,0 (100 %)	1,1	1,1 (55 %)	0,30 (15 %)	
<i>mystacalis</i> , n = 13	3,15					
<i>lovati</i>	3,7					
<i>kabuziensis</i> , n = 2	3,45					
OMR = obere, UMR = untere Molarenreihe.						

das Typusexemplar wohl durchschnittliche Dimensionen innerhalb der Gattung besitzt. Wir sehen ferner, daß die obere und untere Molarenreihe von *Megadendromus* etwa $\frac{1}{3}$ länger ist, als die der größten *Dendromus*art *mesomelas*. Sehr bemerkenswert ist ferner die beträchtliche relative Größe von M³ bei *Megadendromus*: gemessen am M¹ (100 %) ist dieser Zahn mit 27 % nahezu doppelt so lang als der schon rudimentär zu nennende M³ von *Dendromus*. Man wird diese Verhältnisse bei *Megadendromus* als primitiv und als evoluiert bei *Dendromus* ansehen dürfen (vgl. auch Abb. 4 und 5). Abb. 7 zeigt, daß es bei den unteren Molaren ganz ähnlich ist.

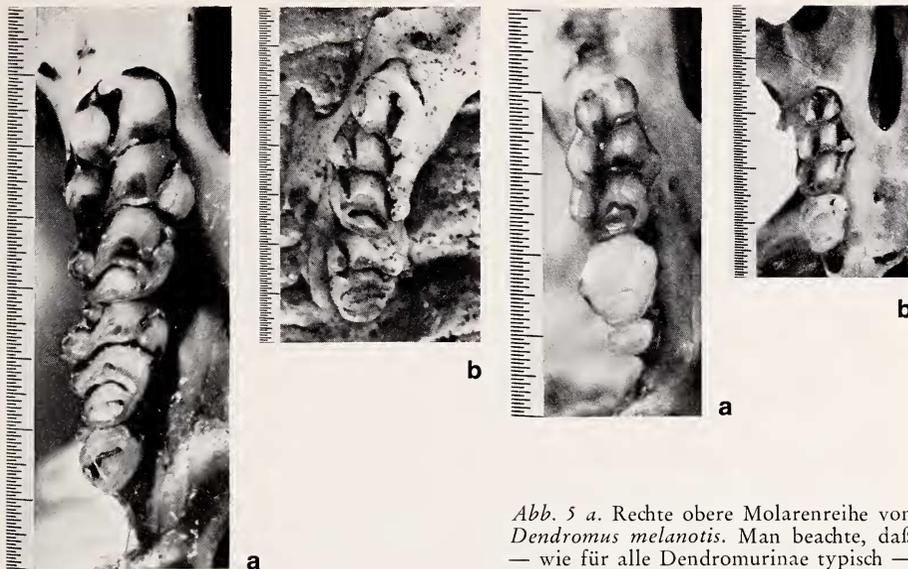


Abb. 4 a. Rechte obere Molarenreihe von *Megadendromus* (Typus). Man beachte besonders am M^1 , daß zwei linguale Höcker ausgebildet sind und hinter dem t_8 ein vierter Höcker in der medianen Longitudinalreihe existiert. Am M^2 besteht ein sehr großes Schlußelement und der M^3 ist ungewöhnlich groß. — b. linke obere Molarenreihe von *Megadendromus*. Gewöllefragment, dem der M^3 fehlt. Etwas jüngerer Stück als bei a. Die Maßstäbe zeigen 1-mm-, $\frac{1}{10}$ -mm- und $\frac{1}{20}$ -mm-Einteilung

Abb. 5 a. Rechte obere Molarenreihe von *Dendromus melanotis*. Man beachte, daß — wie für alle Dendromurinae typisch — lingual nur ein Höcker am M^1 existiert. Als typisch für die Gattung *Dendromus* tragen M^2 und der sehr kleine M^3 kaum erkennbare Strukturen. — b. Rechte obere Molarenreihe von *Dendromus melanotis* (M^3 fehlt). Am M^1 ist als Seltenheit für die Gattung *Dendromus*, der schmale Grat zu beachten, der vom einzigen lingualen Höcker nach hinten zu einer breiten, aber höckerlosen Schlußrampe zieht. Die Maßstäbe zeigen 1-mm-, $\frac{1}{10}$ -mm- und $\frac{1}{20}$ -mm-Einteilung

Die Strukturen der Molaren

Zunächst ist für *Dendromus* als grundsätzlich anzuführen, daß M_2 und M_3 in Ober- und Unterkiefer eine andere Stellungsebene haben als der M_1 . Stehen die Kauflächen der ersten Molaren mehr oder weniger senkrecht aufeinander, so sind die zweiten und dritten schräg nach innen zur Mundhöhle geneigt. Ihre Kauebene ist also eine andere als zwischen M^1 und M_1 . Dies ist aber nicht der Grund, daß M_2 und M_3 bei *Dendromus* fast strukturlos sind, d. h., anders als beim M_1 , ohne Höcker und nur mit flachen Rippen versehen, sondern sie sind strukturarm schon beim Durchbrechen aus der Zahnleiste. Später, beim Gebrauch, werden sie schnell abgetragen und verlieren ihre Muster ganz. Auch der M_1 wird in seinem hinteren Teil relativ schnell abgekaut.

Megadendromus, dessen Molaren ähnliche Stellungsebenen haben wie *Dendromus*, besitzt aber auf M_2 und M_3 ausgeprägte Höcker- und Rippenstrukturen und zwar nicht nur am durchbrechenden Zahn, sondern noch lange danach (Abb. 4a, 7a). Ebenso wie die beträchtliche Größe des M_3 , so darf man auch seine ausgeprägte Struktur und die des M_2 als ursprünglich werten, im Vergleich zum evolvierten Typ *Dendromus*, der auf dem Wege der „Abschaffung“ oder zumindest Funktionsreduzierung von M_2 und M_3 zu sein scheint. Die Abb. 4 und 5 ermöglichen uns einen Vergleich der Molarenstrukturen von *Megadendromus* und *Dendromus*.

M¹

Ganz vorne steht bei *Megadendromus* ein akzessorischer kleiner Höcker, den alle untersuchten Objekte aufweisen; auch *Dendromus* besitzt ihn in der Regel. Am vordersten Querbogen (Vorbogen) sind t2 und t3 groß und normal ausgebildet. Sie, wie auch die dahinter stehenden t5 und t6, sind deutlich durch einen sich im Längsverlauf des M¹ ausdehnenden Grat angenähert, der an den Längsgrat der Molaren des cricetinen Musters — plan cricetin PETTERS (1966) — erinnert und als primitiv zu deuten wäre. Bei *Dendromus* zeigt sich dieser Grat ganz selten und nur in Ansätzen.

Auf der lingualen Seite des t5 bemerken wir einen großen Höcker, der dem t4 der Muriden zu entsprechen scheint, nach PETTER (1966) in Wirklichkeit aber dem t1 homolog zu setzen ist. Auch *Dendromus* und andere Dendromurinae haben ihn; seine Existenz als einziger lingualer Höcker galt als Charakteristikum dieser Unterfamilie. Das Fragment in Abb. 4b zeigt einen sehr großen akzessorischen Höcker lingual von t2, also an der Stelle, wo bei Muriden der t1 sitzt. Mangels Material müssen wir von einer Deutung dieses Phänomens absehen, doch sei erwähnt, daß auch *Malacothrix* an dieser Stelle einen kleinen Höcker aufweisen kann.

In der nächsten Querreihe schließt sich lingual an den t8 ein für die Dendromurinen neues Element an, ein faltenartiger Höcker (Abb. 4a und b) oder ein echter Höcker, wie bei einem anderen Exemplar. Er erinnert natürlich an den t7 der Muriden, ist aber nach PETTERS Hypothese dem zweiten lingualen Höcker der Cricetomyiine (Abb. 6) gleichzusetzen, der dem t4 der Muriden homolog ist. Bei *Dendromus* ist in seltenen Fällen lingual von t8 allenfalls ein Längsgrat zu finden, der jedoch keine Höckerstruktur besitzt (Abb. 5b). Beim Typus-Stück liegt vor diesem t4 noch ein winziges akzessorisches Höckerchen, das bei den Fragmentexemplaren nicht auftritt. Labial von t8 hat sich ein individualisierter t9 ausgebildet, der vom *Dendromus*-Muster beträchtlich abweicht.

Mit der Transversalreihe „t4“ — t8 — t9 ist der Zahn aber noch nicht zu Ende, denn hinter dem t8 ist ein großer, völlig neuer Höcker ausgebildet, der sich in der longitudinalen Medianreihe (t2 — t5 — t8) wie als ein vierter Höcker anreihet (Abb. 5 a—b). Er ist uns in dieser Ausprägung von keinem anderen lebenden Nager bekannt.

Allerdings hat auch *Cricetomys* in diesem Bereich häufig einen — vor der Abtragung — isolierten Höcker (Abb. 6), der von PETTER (1964) als „trace du cingulum postérieur des Cricetodontinés“ angesehen wird, aber er ist doch anders gelagert und bedeutend kleiner als bei *Megadendromus* und seine Beziehungen zu t8, wie zu dem aus t8 hervorgegangenen „t4“ von *Megadendromus*, sind bei *Cricetomys* nicht erkennbar. Trotzdem können die fraglichen Höcker von *Cricetomys* und *Megadendromus* homolog sein. Bei *Dendromus* kommt es vor, daß hinter dem t8 noch eine relativ breite höckerlose Zone existiert, in der sich Vertiefungen befinden (Abb. 5b).

Wie ist die Existenz und Bedeutung dieses hinter t8 stehenden Höckers von *Megadendromus* zu beurteilen? Zieht man die Neubildung „t4“ und ihre



Abb. 6. Rechte obere Molarenreihe von *Cricetomys emini*. Man beachte jeweils am M¹ und M² die beiden lingualen Höcker und den am Ende des Zahns labial stehenden isolierten Höcker. Der Maßstab zeigt 1-mm-, 1/10-mm- und 1/20-mm-Einteilung

Verbindung zu diesem Endhöcker in Betracht, denkt man an den t_7 der Muriden und damit an das Muster dieser evoluierten Gruppe.

Könnte man nicht *Megadendromus* als einen primitiven Dendromurinen ansehen, von dem es zu den primitiveren Muriden doch eine — direkte — Verbindung gibt? Diese Vermutung muß nicht im Widerspruch zu der von LAVOCAT, PETTER u. a. vertretenen und im ganzen wohl richtigen Hypothese der Entstehung der Muriden stehen. In jedem Fall zeigt sie, daß man von den Dendromurinae auch ohne das Zwischenstadium *Cricetomyinae* (*Cricetomys*) zum Molarenmuster der primitiveren Muriden gelangen kann. Außerdem muß bedacht werden, daß bisher fast nur Gattungen ziemlich weit evoluiertes Dendromurinen bekannt waren, und daß *Megadendromus* das bei weitem primitivste Muster dieser Gruppe aufweist.

M^2

Labial vorn ist als Rest des Vorbogens (M^1) ein relativ großer t_3 vorhanden. Im Unterschied zu den Muriden fehlt lingual vorn bezeichnenderweise der t_1 , da er sich „noch“ in der nächsten Reihe befindet: von links nach rechts $t_1 - t_5 - t_6$. Während in dieser Reihe die Höcker noch individualisiert sind, sind sie in der nächsten zu einem recht gleichförmigen Bogen verschmolzen, doch scheint dieser noch drei Elemente erkennen zu lassen. Ein riesiges Schlußelement, das ebenso ungewöhnlich ist, wie das M^1 rundet den M^2 nach hinten ab. An der lingualen Seite ist es mit dem vor ihm liegenden Bogen verbunden. Beim derzeitigen Stand unserer Kenntnisse bleibt es als neu zu registrieren und — wie beim M^1 — vielleicht dem t_7 homolog zu setzen.

M^3

Auch dieser Molar läßt bei *Megadendromus* noch einen relativ großen t_3 erkennen und von den nächsten beiden Reihen zwei Bögen, die lingual verschmolzen sind. An der offenen, labialen Seite sitzt zwischen ihnen ein kleiner Höcker.

Wie schon erwähnt, sind bei *Dendromus* die Strukturen von M^2 und M^3 so schwach ausgebildet, auch bei jungen Tieren, daß ein guter Vergleich mit *Megadendromus* nicht durchzuführen ist.



Abb. 7. *Megadendromus*, untere rechte Molarenreihe. a. Typus, zeigt das stärker, b. das noch kaum abgetragene Höckermuster (an diesem Mandibelfragment fehlt der M^3). Die Maßstäbe zeigen 1-mm-, $\frac{1}{10}$ -mm- und $\frac{1}{20}$ -mm-Einteilung



Abb. 8. Fangbiotope von *Megadendromus nikolausi*. (Oben). Bale-Hochland, oberhalb 3000 m. Rechts Bestände von *Erica arborea*. Im Vorder- und Mittelgrund blühende *Helichrysum*-Polster. (Unten). Chilalo-Massiv (Bada). Eintönige *Erica arborea*-Flächen in 3800 m Höhe.

Untere Molaren

Ähnlich wie beim M¹ ist hier die Struktur ebenfalls mannigfaltig und kompliziert.

Da die Besonderheiten von *Megadendromus* an der oberen Molarenreihe deutlich herausgestellt wurden, sei hier auf eine Detailbeschreibung der unteren Molaren verzichtet.

Die Biotope von *Megadendromus*

Bale Goba: Der Fangort des Typusexemplares liegt etwa 5 km südlich der Provinzhauptstadt Goba (7°50'N/39°22'E) an der Straße nach Masslo in ca. 3000 bis 3300 m über NN. Der Biotop ist als Übergangsbereich des hochmontanen *Hagenia abessynica*-*Hypericum lanceolatum*-Waldes zur *Erica arborea*-Zone und afroalpinen Grasland zu bezeichnen. Im Gegensatz zum zweiten Fanggebiet ist die Vegetation vielgestaltiger. Es gibt trockene Areale, die fast ausschließlich aus *Helichrysum*-Polstern bestehen, daneben existiert Ericaceengebüsch und an feuchten Stellen Grasbüten von *Carex* etc. (vgl. RUPP 1978). Nach NIKOLAUS wurde das Tier an einer feuchten grasigen Stelle gefangen (Abb. 8 oben). In der gleichen Nacht fingen sich außer *Megadendromus*, 3 *Lophuromys flavopunctatus*, 2 *Stenocephalemys griseicauda* und 1 *Dendromus melanotis* (Abb. 1).

Mt. Chilalo-Gebiet: Der Fangort liegt etwa 50 km südöstlich Asella (Provinz Arussi) an der Straße nach Ticho in einer Höhe von 3800 m, also weit oberhalb der Baumgrenze. Genauer Ort ist der westliche Hang des Bergkammes, der den Mt. Bada mit dem Mt. Chilalo verbindet (Abb. 8 unten). Die im Biotop dominierende Vegetation besteht aus eintönigen Flächen von *Erica arborea*, die im Bereich von Abflußrinnen durch reine *Alchemilla*-bestände und an Stellen mit Quellhorizonten und Gebieten mit Staunässe durch Moore mit Grasbüten und einzelnen *Lobelia rhychnopetalum* unterbrochen werden.

Alle drei Exemplare wurden in dichten *Erica*-beständen jeweils während der Nacht gefangen. Die Gesamtausbeute war wider Erwarten sehr groß — 120 Kleinsäuger mit z. B. 40 *Otomys typus*, 39 *Stenocephalemys griseicauda* und *albocaudata*, 23 *Lophuromys flavopunctatus*, 1 *Dendromus melanotis* usw.

Etwa 800 m tiefer, im Übergangsbereich zum montanen Wald fing RUPP keine weiteren Exemplare von *Megadendromus*. In dieser Höhe war die Nagerpopulation überhaupt sehr gering, im Gegensatz zum Balegebiet. Möglicherweise führt eine starke Beweidung des Ericaceenbestandes zum Verschwinden des dichten Unterwuchses und mindert so allgemein die Existenzmöglichkeiten der vorkommenden Nager.

Bis jetzt läßt sich also sagen, daß *Megadendromus nikolausi* sich wohl hauptsächlich in dichten Ericaceenbeständen oberhalb der Baumgrenze im afroalpinen Bereich aufhält. Wichtig ist, daß die Bestände zum Boden hin durch dichten Bewuchs abgeschlossen sind. Möglicherweise spielen außer der besseren Deckung auch bessere ernährungsmäßige und mikroklimatische Bedingungen (Windschutz verbunden mit geringerer Auskühlung) eine Rolle.

Diskussion

Megadendromus nikolausi kommt aus Hochlandbiotopen zwischen 3000 und 4000 m des für seine Endemismen bekannten östlichen Plateaus Äthiopiens. Man spricht ihn nach dem Balg sofort als einen *Dendromus* an; einen riesenhaften, kurzschwänzigen *Dendromus* allerdings, der etwa 4 cm länger ist und das vierfache Gewicht der schwersten *Dendromus*-Art besitzt. Soweit wird schnell klar, daß man es mit einer neuen Art zu tun hat.

Die Tendenz zum Riesenwuchs besteht bei den Nagern Äthiopiens in ganz ungewöhnlichem Maße. Allein auf dem östlichen Plateau und konzentriert um die Massive von Mt. Batu und Mt. Bale finden sich vier endemische Riesenformen: *Tachyoryctes macrocephalus* — beträchtlich größer als *T. splendens*; *Lophuromys melanonyx* — größte Art ihrer Gattung; *Arvicanthis blicki* — größer als andere *Arvicanthis*-Arten und *Megadendromus nikolausi*. Auch die westlichen äthiopischen Hochländer haben Großformen, so *Lophuromys flavopunctatus* im Gebiet von Jimma, 1700 m (RUPP 1978). Ebenfalls aus diesem Raum kommt das einzige Exemplar von *Pelomys rex*, eines Riesen, dessen gattungsmäßige Zuordnung mangels Schädelmaterials noch nicht exakt möglich ist. Auf weitere Großformen bei ansteigender Meereshöhe hat RUPP (1978) bei den Gattungen *Praomys* und *Stenocephalemys* hingewiesen. Von keinem Gebiet Afrikas, einschließlich der Hochländer, sind derart eindeutige und zahlreiche Beispiele von Riesenwuchs bekannt.

Schädel- und Zahnmerkmale der neuen Form und dabei besonders solche der Molarenstruktur greifen jedoch über das Artniveau weit hinaus. Am Schädel trennt ein ungewöhnlicher Nahtverlauf Frontale und Parietalia. Die schmale Interorbitalregion bewirkt überdies eine Stenocephalie, die nach RUPP (1978) auffällig auch bei anderen äthiopischen Nagern (*Stenocephalemys*, *Praomys*) vorkommt. Im Gebiß weisen — anders als bei *Dendromus* — die zweiten und dritten Molaren deutliche, gut zu beschreibende Strukturen auf. Der dritte Molar ist relativ etwa doppelt so groß wie bei *Dendromus*.

Die Höcker- und Bögenstruktur der Molaren ist bei *Megadendromus* als mannigfaltig und kompliziert zu bezeichnen, was im Vergleich mit den anderen spezialisierten Formen der Dendromurinae als primitives Merkmal gewertet werden muß. So betrachtet hat *Megadendromus* die primitivste Molarenstruktur aller Gattungen dieser Unterfamilie. Am M^1 existieren — abweichend von der Definition der *Dendromurinae* — zwei linguale Höcker; der übliche, dem $t1$ der Muriden homologe und dahinter ein neuer, dem Muriden- $t4$ gleichzusetzender Höcker. Hinter dem $t8$ ist, gleichsam als vierte Höckerreihe, eine weitere Neubildung entstanden, wie sie in dieser Ausprägung von afrikanischen Myomorpha überhaupt nicht bekannt ist. Sie ist vorläufig als die, dem $t7$ mancher Muriden entsprechenden Struktur zu deuten. Auch der M^2 besitzt dieses neue und für diesen Zahn besonders große und ungewöhnliche Schlußelement.

Es scheint sich zu zeigen, daß *Megadendromus* die cricetomyine Molarenstruktur, wie sie *Cricetomys* aufweist, als Zwischenstufe in der Evolution vom cricetinen zum murinen Muster zumindest ergänzt, vielleicht sogar ersetzt. Von *Megadendromus* als primitivem Dendromurinen zu (den Molarenmustern von) gewissen Muriden, z. B. *Parapodemus*, scheint es engere Beziehungen zu geben als zwischen Cricetomyinen und Muriden. Am Stammbusch der Muroidea liegen die Zweige der Dendromurinae und Murinae vermutlich beieinander und könnten aus einem nahen gemeinsamen Ast hervorgegangen sein.

Zusammenfassung

Megadendromus nikolausi, ein weiterer Endemit aus dem östlichen Hochland Äthiopiens, wird anhand des Typus' und Daten weiteren Materials beschrieben und mit der verwandten Gattung *Dendromus* verglichen, von der sie sich durch Riesenwuchs unterscheidet. In Schädel- und Zahnmerkmalen, besonders der vorläufig als primitiv zu deutenden Molarenstruktur, sind die Unterschiede noch gravierender. Am M^1 existieren, abweichend von der Definition der Dendromurinen, zwei linguale Höcker, die $t1$ und $t4$ der Muriden homolog sein dürften. Hinter dem $t8$ ist eine weitere, für afrikanische Muroidea einmalige Neubildung entstanden, die zunächst als Vorläuferstruktur des $t7$ der Murinae zu deuten ist. M^2 besitzt ähnliche, seinen Verhältnissen entsprechende Muster. Innerhalb der Dendromurinae sind die Molaren der anderen Gattungen gegenüber *Megadendromus* als abgeleitet und spezialisiert anzusehen.

Zwischen cricetinem und murinem Molarenmuster nimmt *Megadendromus* eine neue und wichtige Position ein. Danach scheinen Dendromurinae und Murinae bedeutend näher verwandt, als bisher anzunehmen war.

Literatur

- BOHMANN, L. (1942): Die Gattung *Dendromus* A. Smith. Zool. Anz. 139, 33—53.
- CHALINE, J.; MEIN, P.; PETTER, F. (1977): Les grandes lignes d'une classification évolutive des Muroidea. Mammalia 41, 245—252.
- DIETERLEN, F. (1969): *Dendromus kabuziensis* (Dendromurinae; Cricetidae; Rodentia) — eine neue Art aus Zentralafrika. Z. Säugetierkunde 34, 348—353.
- (1971): Beiträge zur Systematik, Ökologie und Biologie der Gattung *Dendromus* (Dendromurinae; Cricetidae; Rodentia), insbesondere ihrer zentralafrikanischen Formen. Säugetierk. Mitt. 19, 97—132.
- (1976): Zweiter Fund von *Dendromus kabuziensis* (Dendromurinae; Cricetidae; Rodentia) und weitere *Dendromus*-Fänge im Kivu-Hochland oberhalb 2000 m. Stuttgarter Beitr. Naturk. Serie A (Biologie) Nr. 286, 1—5.
- LAVOCAT, R. (1959): Origine et affinités des Rongeurs de la sousfamille des Dendromurines. C. R. Acad. Sci. Paris 248, 1375—1377.
- (1962): Réflexions sur l'origine et la structure du groupe des Rongeurs. Centre Nat. Rech. Sci. 104, 301—310.
- (1973): Les Rongeurs du Miocène d'Afrique Orientale. Mémoires et Travaux de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Institut de Montpellier, 1.
- PETTER, F. (1964): Affinités du genre *Cricetomys*. Une nouvelle sousfamille des Rongeurs Cricetidés, les Cricetomyinae. C. R. Acad. Sci. Paris 258, 6516—6518.
- (1966): L'origine des Muridés. Plan cricétin et plans murins. Mammalia 30, 205—225.
- (1974): Besprechung der Arbeit von R. LAVOCAT: Les Rongeurs du Miocène d'Afrique Orientale. Mammalia 38, 350—352.
- RUPP, H. (1978): Beiträge zur Systematik, Verbreitung und Ökologie äthiopischer Nager. Ergebnisse mehrerer Forschungsreisen. Stuttgarter Beitr. Naturk. Serie A (Biologie).
- YALDEN, D. W.; LARGEN, M. J.; KOCK, D. (1976): Catalogue of the mammals of Ethiopia. 2. Insectivora and Rodentia. Monitore Zool. Italiano N. S. Suppl. VIII, 1, 1—118.

Anschrift der Verfasser: Dr. FRITZ DIETERLEN und HANS RUPP, Staatliches Museum für Naturkunde, Schloß Rosenstein, D-7000 Stuttgart 1

Combs, fur and coat care related to habitat in the Ctenodactylidae (Rodentia)

By WILMA GEORGE

Receipt of Ms. 25. 11. 1977

Abstract

Described are the coat and toe combs of five species of gundi (Ctenodactylidae).

The length of the fur of the five species is negatively correlated with the mean minimum annual temperature of their habitat. It is suggested that in the northern Sahara the fur is important in insulating against the winter cold. The density of the fur protects against desert winds.